

# Embryonic development of a snakefly, *Inocellia japonica* Okamoto (Insecta: Neuroptera, Raphidiodea)

著者	塘 研
内容記述	Thesis (Ph. D. in Science)--University of Tsukuba, (A), no. 4681, 2008.3.25 Includes bibliographical references (leaves 59-75)
発行年	2008
URL	<a href="http://hdl.handle.net/2241/111070">http://hdl.handle.net/2241/111070</a>

氏 名 (本籍)	つつみ 塘	けん 研 (東 京 都)
学 位 の 種 類	博 士 (理 学)	
学 位 記 番 号	博 甲 第 4681 号	
学位授与年月日	平成 20 年 3 月 25 日	
学位授与の要件	学位規則第 4 条第 1 項該当	
審 査 研 究 科	生命環境科学研究科	
学 位 論 文 題 目	<b>Embryonic Development of a Snakefly, <i>Inocellia japonica</i> Okamoto (Insecta: Neuroptera, Raphidioidea)</b> 【ラクダムシ <i>Inocellia japonica</i> Okamoto の発生学的研究 (昆虫綱・脈翅目・ラクダムシ亜目)】	
主 査	筑波大学教授	理学博士 沼 田 治
副 査	筑波大学教授	理学博士 井 上 勲
副 査	筑波大学教授	理学博士 山 岸 宏
副 査	筑波大学准教授	理学博士 町 田 龍一郎

## 論 文 の 内 容 の 要 旨

完全変態類は、節足動物昆虫綱の 85%以上を占め、種数、多様性ともに動物界最大のグループである。このことから、完全変態類の祖先型、出現の背景などについては非常に大きな関心をもって議論がなされているが、いまだその解明には至っていない。脈翅目は完全変態類の最原始クレードとされ、脈翅目内においては、ラクダムシ亜目が最も祖先的な特徴を留めていると理解されており、完全変態類の初原状態や基本型の解明の上で、本亜目は最も重要な昆虫群として注目されてきた。こうした系統学的議論において、形態形質の厳密な把握、また、対象群の体制などの基本的プランの検討が可能な比較発生学的手法は大変有効である。しかしながら、ラクダムシ類は、その稀少性ゆえに研究材料として確保することが困難であり、これまでラクダムシ亜目の発生に関する知見は全く得られていない。

こうした現状に鑑み、本論文では、1) ラクダムシ *Inocellia japonica* Okamoto を研究材料として確保し、得られたラクダムシを材料に、ラクダムシ亜目の胚発生を詳細に記載する。そして、2) ラクダムシ亜目が完全変態類の初原状態を留めているとの作業仮説の下、ラクダムシの胚発生を、光学顕微鏡、蛍光実体顕微鏡、走査型電子顕微鏡、組織学的手法、透過型電子顕微鏡を総合的に用い検討することで、完全変態類の初原状態・基本型を想定し、3) 比較発生学的・系統学的考察を行った。

- 1) 付属肢およびその構築：頭部、胸部、腹部の付属肢に関して形成過程を比較し、連続相同制を検討した。この中で特筆すべき結果は、上唇（頭楯上唇）および側板の起源に関する議論である。すなわち、上唇が二元起源であることを明快に論証し、現在までの上唇に関する「付属肢起源」と「非付属肢起源」の相反する論争は調停される。また、腹部においては亜基節由来の側隆起が側板を形成することを明示し、側板の「亜基節起源説」が強く支持される。
- 2) 卵構造：ラクダムシの卵には前極に顕著な半球状の卵門突起が確認され、外群比較から、卵門突起は脈翅目の固有派生形質と考えられる。
- 3) 極細胞：ラクダムシの卵では胚盤葉が形成される時期に卵後極に極細胞が分化することが明らかになっ

たが、完全変態類内の極細胞の分布から、極細胞の存在は完全変態類の基本型であると理解される。

- 4) 胚帯形成：ラクダムシの卵では、胚盤葉形成後、まず、胚盤葉細胞が細長い卵の中央方向へ集中し、卵の中央領域を筒状にとり囲む“高細胞密度胚盤葉領域”が形成される。その後、同領域の腹面から側面にかけての細胞が胚へと分化し、卵両極方向への再拡張を経て胚帯となる。

昆虫類の胚帯は、「不完全変態類」に広くみられる短胚型胚帯と、完全変態類に一般的な長胚型胚帯に大別される。胚帯型の進化変遷に関する考察はこれまでほとんどなされてこなかったが、ラクダムシの、「不完全変態類」にみられるような胚域の集中をともなう長胚型の胚帯形成の特徴は、長胚型胚帯の初原状態を示している可能性が示唆される。

- 5) 羊漿膜褶－羊膜腔システム形成：ラクダムシの胚では、高細胞密度胚盤葉領域形成後、同領域の腹面および側面の細胞が胚に、背面の細胞が漿膜に分化する。両領域は分化後ほどなくして卵両極方向への再拡張を開始するが、漿膜は、同時に胚腹面へ向かって伸長していく。この際、漿膜は胚との連絡が切れ、胚側縁からの羊膜産生は伴わず、単独で伸長する。胚腹面における漿膜閉鎖後、遅れて羊膜産生が開始、伸長・閉鎖するにいたって、羊漿膜褶－羊膜腔システムが完成する。

新翅類では、羊漿膜褶－羊膜腔システム形成に際して、漿膜伸長と羊膜産生が同調して起こり、羊漿膜褶が形成される。これまで、新翅類に属する全グループの羊漿膜褶－羊膜腔システム形成は、漿膜伸長と羊膜産生のリンクの下、定式化したプランに基づいて行われるものと理解されてきた。しかし、「不完全変態類」の羊漿膜褶－羊膜腔システム形成は主に胚の伸長によりなされるものであるのに対して、完全変態類では羊漿膜褶伸長がその主要素であり、長胚型胚獲得に伴い、同システムの形成プランも新たなものとなった可能性が考えられる。ここにあって、ラクダムシにみられる漿膜単独伸長・閉鎖、羊膜産生遅滞を伴う羊漿膜褶－羊膜腔システム形成は、長胚型胚獲得に際して迫られた同システム形成のプラン変更の結果現れた様式の一つであり、完全変態類の初原状態を示していると考えられる。

- 6) 内層形成：ラクダムシの内層形成は典型的な陥入型であることが明らかとなり、各目の形成様式の比較から、陥入型が完全変態類の内層形成の基本型である可能性が強く示唆される。
- 7) 胚運動：ラクダムシの胚は、形成後孵化に至るまでの全段階において卵黄表面でその発生が進行する表成型胚定位を示す。また、胚の伸長は小規模で、胚発生を通してその尾端の位置はほとんど変化せず、姿勢転換に際しても卵背面から腹面へとわずかに移動するのみである。表成型胚定位は、羊漿膜褶－羊膜腔システムと同様に、完全変態類の固有派生形質として長胚型胚獲得の結果出現したと考えられるが、その初原状態は、ラクダムシにみられるような、胚の伸長が小規模なものであった可能性が示唆される。
- 8) 総括：ラクダムシの形態学的・発生学的特徴を詳細に観察・記載し、形態学的考察および他群との比較発生学的考察を行った。明らかになったラクダムシの発生学的特徴には、胚帯形成様式や羊漿膜褶－羊膜腔システム形成様式など、「不完全変態類」から完全変態類への進化変遷を考える上で非常に重要なものが含まれることが分かった。これにより、ラクダムシ亜目は完全変態類の初原状態および基本型の解明に重要であることが示された。

## 審 査 の 結 果 の 要 旨

塘氏は、本論文において、脈翅目ラクダムシ亜目の発生過程を初めて詳細かつ包括的に記載、検討し、完全変態類の初原状態、基本型を議論した。氏は、ラクダムシ亜目の完全変態類の初原状態、基本形の議論におけるポテンシャルを認識し、困難さゆえに行われてこなかった同亜目の発生学的研究をものにし、「ラクダムシ亜目が完全変態類の初原状態を示す」可能性が高いとの作業仮説の下、議論を展開した。このようなスタンスは十分に評価されるべきものであり、また、その発生学的記載とともに系統学的議論もたいへん質

が高く、動物界最大群である完全変態類の理解に大いに貢献するものであり、本論文は当該分野の今後の発展に大いに資する労作である。

よって、著者は博士（理学）の学位を受けるに十分な資格を有するものと認める。